УДК 593.191.1

МОРФОЛОГИЯ ГАМОНТОВ UROSPORA CHIRIDOTAE (SPOROZOA: GREGARINOMORPHA: EUGREGARINIDA) ИЗ ГОЛОТУРИИ CHIRIDOTA LAEVIS (ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA: APODA)

© А. Ю. Дякин, Г. Г. Паскерова

Показано, что грегарина *Urospora chiridotae* из голотурий *Chiridota laevis* в одном хозяине может быть представлена 3 разными морфотипами: кеглевидным, грушевидным и сферическим. Каждый из этих морфотипов жестко приурочен к определенным гостальным биотопам, которые паразиты могут занимать в хозяине. Грегарины всех 3 морфотипов могут образовывать сизигии. У грегарин обследованной нами популяции возможно партеногенетическое развитие ооцист.

Грегарины — группа одноклеточных организмов, паразитирующих в различных беспозвоночных животных. Наши знания о них в значительной степени фрагментарны и противоречивы. Они базируются в основном на светооптических данных, почерпнутых из фаунистических работ. Электронно-микроскопические исследования охватывают очень небольшой список видов, а работ, посвященных изучению жизненных циклов, еще меньше. Сказанное в первую очередь относится к представителям низших семейств, в число которых входит и сем. Urosporidae.

Сем. Urosporidae объединяет грегарин, паразитирующих в морских беспозвоночных: иглокожих, аннелидах, немертинах, сипункулидах и моллюсках. Состав этого семейства и его диагноз представляются крайне спорными, так как базируются на весьма ограниченных данных (Dogiel, 1906; Dogiel, 1909; Мавродиади, 1914; Goodrich, 1950; Боголепова, 1953). Однако сем. Urosporidae представляет несомненный теоретический интерес, так как в его состав входят грегарины, для которых характерна неогамия (образование сизигиев на ранних этапах развития трофозоита). *Urospora chiridotae* (Dogiel, 1906) Goodrich, 1925 является одним из таких видов.

Настоящая публикация посвящена результатам первого этапа изучения морфологии и биологии неогамной грегарины *Urospora chiridotae* — паразита голотурии *Chiridota laevis* Fabricius, 1780 (Echinodermata, Holothuroidea, Apoda).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на Морской биологической станции СПбГУ (Керетский архипелаг, Кандалакшский залив, Белое море). Голотурии были

собраны в районах Сидорова залудья и бухты Подпахта. Пойманных животных содержали при $t = +10°$. Голотурий вскрывали под бинокуляром МБС-9, либо после полной их анестезии $MgCl_2$, либо без предварительной анестезии. Для наблюдения за живыми грегаринами на временных препаратах использовали микроскоп Биолам Р15 с фазово-контрастным устройством КФ-1. Отдельные органы голотурий (кишечник, кровеносные сосуды) фиксировали различными фиксаторами (жидкость Буэна, 70°-ный спирт). Фиксированный материал заливали в парафин для изготовления серийных срезов. Срезы окрашивали гематоксилином Маллори, для выявления ядерных структур использовали модифицированный метод окраски по Фельгену (Алекперов и др., 1996). Постоянные препараты были изучены с использованием микроскопа Jenaval и сфотографированы на пленку Микрат-орто. Для сканирующей электронной микроскопии объекты готовили методом замораживания-высушивания (freeze-drying) с использованием в качестве промежуточной среды жидкого пропана и последующим напылением золота. Просмотр объектов осуществляли под электронным микроскопом Hitachi T-400.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Все имевшиеся в нашем распоряжении голотурии оказались зараженными грегаринами *Urospora chiridotae*. При этом были обнаружены различные стадии жизненного цикла: трофозоиты (гамонты), находящиеся на самых разных стадиях развития сизигии и гамонтоцисты. В отдельных гамонтоцистах находились ооцисты на разных стадиях спорогонии.

Паразиты локализуются в различных органах голотурий. Наиболее часто они встречаются на наружной поверхности кишки, на мезентериях, связывающих кровеносный сосуд с кишкой, и в просвете кровеносного сосуда.

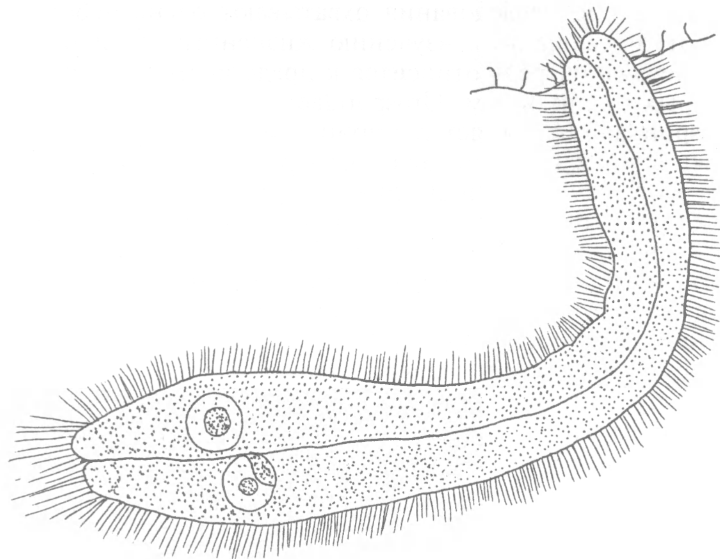


Рис. 1. Кеглевидная форма *Urospora chiridotae*, сизигий.

Fig. 1. Skittle-like form of *Urospora chiridotae*, syzyge.

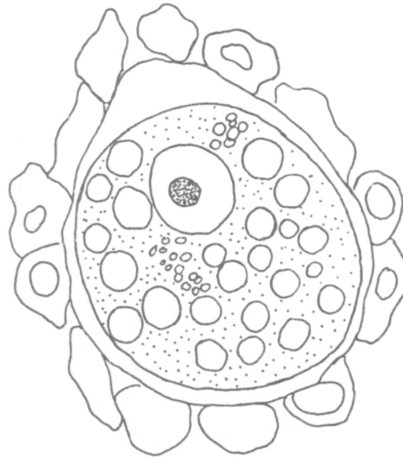


Рис. 5. Молодой гамонт, поселившийся в толще кишечного эпителия.
Fig. 5. Young gamont settled in the thick layer of intestinal epithelium.

У некоторых особей в целоме были встречены так называемые коричневые тела («brown bodies»), представляющие собой скопления клеток паразита и целомоцитов — форменных элементов целомической жидкости голотурий.

Гамонты *Urospora chiridotae* характеризуются значительным морфологическим полиморфизмом. Вариабельность их формы явно не случайна, а четко коррелирует с типом гостального биотопа, занимаемого грегаринами в организме хозяина. Их длина может достигать 350 мкм, а ширина 80 мкм (рис. 1). Они прикрепляются своим узким концом к стенке кровеносного сосуда. У некоторых осс6ей имеется продольная складка покровов (рис. 2, 3, см. вкл.). Иногда она тянется почти вдоль всей клетки паразита.

В тех случаях, когда грегарины поселяются вне сосудов на поверхности кишечной трубки или мезентериях, соединяющих кишку и кровеносные сосуды, их форма сильно варьирует. Молодые одиночные гамонты часто имеют шаровидную форму, которую и сохраняют на протяжении всей жизни (рис. 4, 5, см. вкл.). Их диаметр обычно колеблется от 30 до 80 мкм. Они полностью окружены клетками целомического эпителия хозяина. За счет этих клеток часто формируется своеобразный «стебелек», на котором округ-

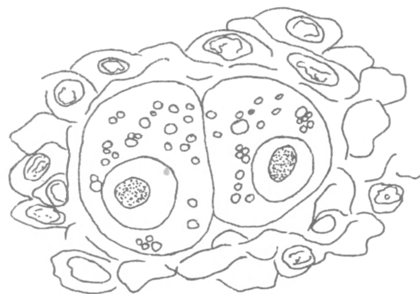


Рис. 6. Раннее формирование грушевидного сизигия в толще целомического эпителия.
Fig. 6. Early forming of pyriform syzygy in the thick layer of coelomic epithelium.

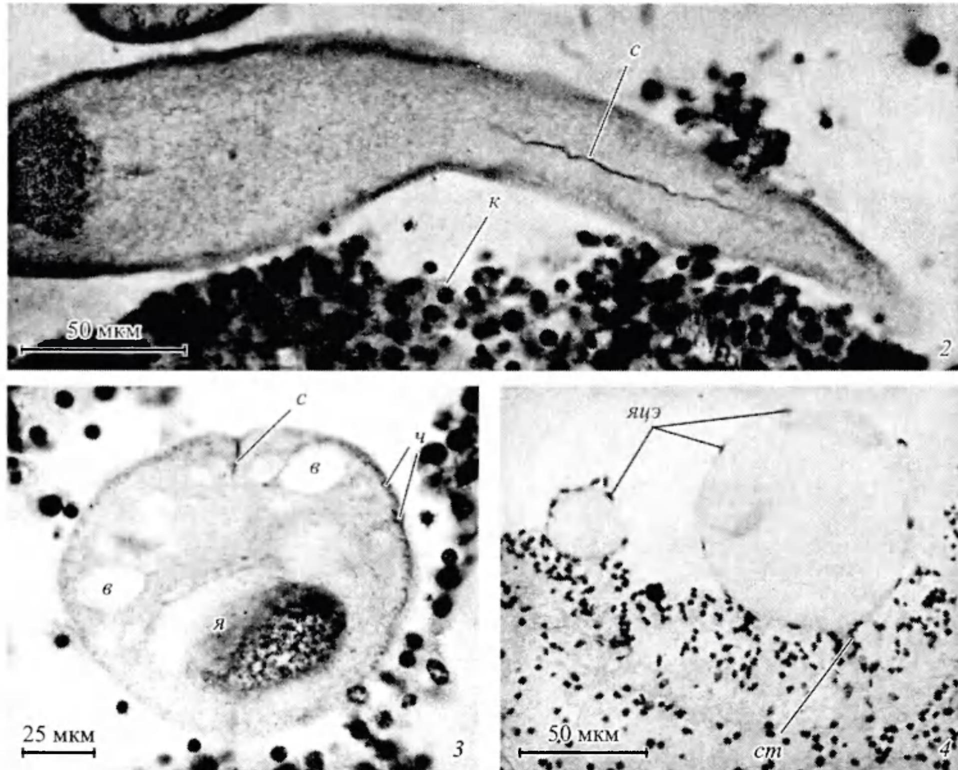


Рис. 2. *U. chiridotae*, кеглевидная форма, локализующаяся в кровеносном сосуде; продольный срез (гематоксилин Маллори).

к — стенка кровеносного сосуда, *с* — складка покровов.

Fig. 2. *U. chiridotae*, skittle-like form being located in blood vessel; longitudinal section (Mallory's hematoxylin).

Рис. 3. *U. chiridotae*, кеглевидная форма, локализующаяся в кровеносном сосуде; поперечный срез (гематоксилин Маллори).

в — вакуоли в цитоплазме, *ч* — исчерченность покровов, *я* — ядро. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Fig. 3. *U. chiridotae*, skittle-like form being located in blood vessel; cross-section (Mallory's hematoxylin).

Рис. 4. *U. chiridotae*, шаровидная форма (срез, окрашенный с использованием модифицированного метода окраски по Фельгену).

ст — стебелек, *яцэ* — ядра целотелия, покрывающие грегарину.

Fig. 4. *U. chiridotae*, spherical form (section stained by modified Feulgen procedure).

К с. 227, 228

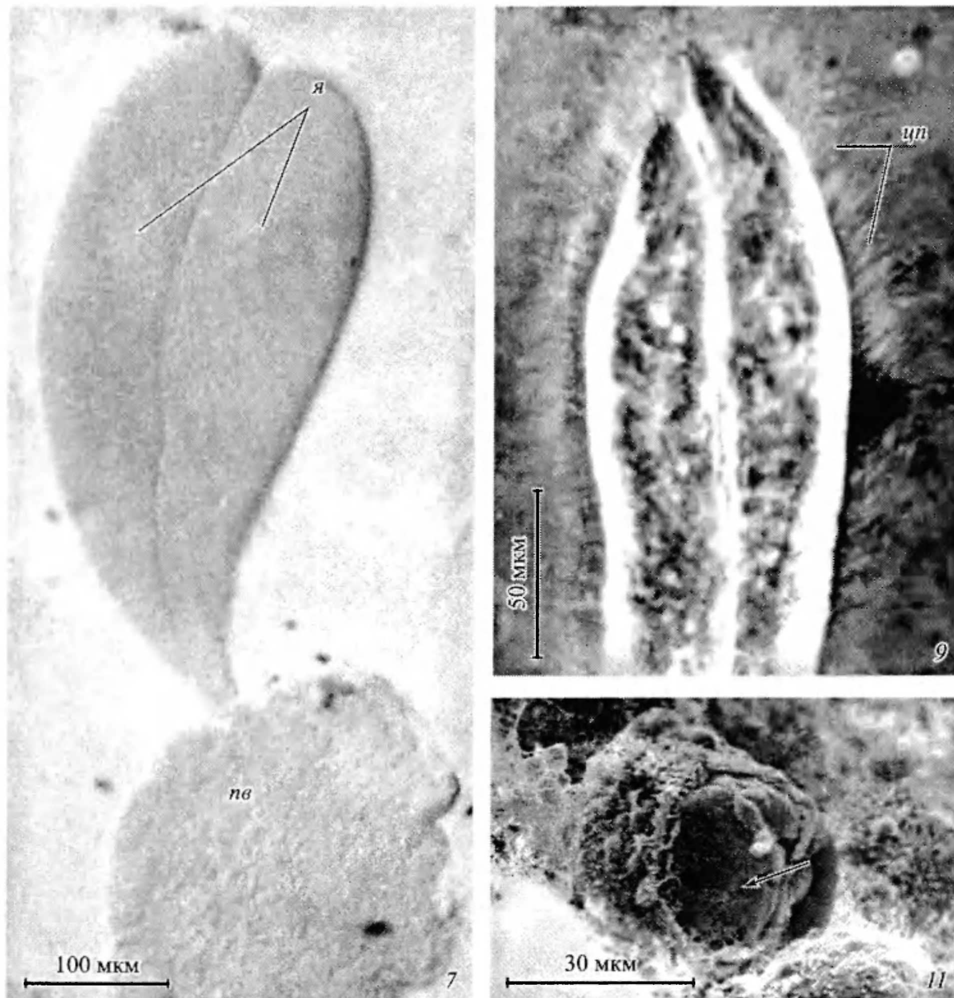


Рис. 7. *U. chiridotae*: каплевидный сизигий, располагающийся на конце пальцевидного выроста (*пв*); тотальный препарат.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Fig. 7. *U. chiridotae*: ounce-shaped syzygy situated on the apex of finger-like process; total preparation.

Рис. 9. Задний расширенный участок сизигия кеглевидных гамонтов (фазовый контраст — ФК).

Обозначения те же, что и на рис. 8.

Fig. 9. Back widened part of the syzygy of skittle-like gamont (phase contrast microscopy).

Рис. 11. Открытый участок поверхности (стрелка) сферического гамонта (сканирующая электронная микроскопия — SEM).

Fig. 11. Exposed area of the surface (arrow) of a spherical gamont (scanning electron microscopy — SEM).

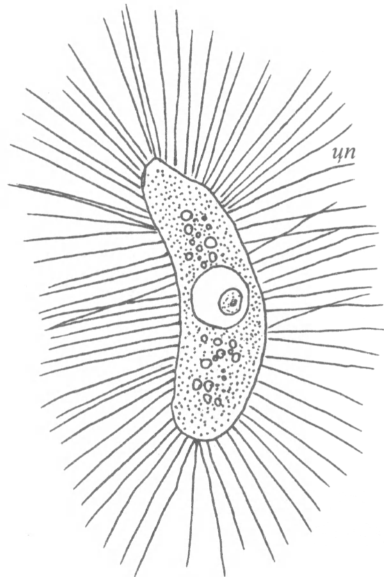


Рис. 8. Молодой гамонт *U. chiridotae*.
цп — цитопилли.
Fig. 8. Young gamont of *U. chiridotae*.

лый паразит возвышается над поверхностью кишки (рис. 4). Сферическая форма характерна и для тех гамонтов, которые поселяются в толще стенки кишечника, т. е. становятся настоящими тканевыми паразитами.

Гамонты в составе только что образовавшихся сизигиев сначала так же шаровидны (рис. 6), но позднее по мере роста они вытягиваются и становятся грушевидными (рис. 7, см. вкл.). Однако эти сизигии всегда короче и шире, чем сизигии кеглевидных грегарин, поселяющихся в кровеносных сосудах. Их длина обычно составляет 200—300 мкм. Самые крупные изредка достигают 350 мкм в длину и 100—120 мкм в широкой части. Трофозоиты, поселяющиеся на мезентериях, как одиночные, так и объединенные в сизигии, также имеют грушевидную или каплевидную форму.

Кроме формы тела грегарины, заселяющие разные органы хозяина, отличаются и некоторыми более тонкими деталями строения. В частности, поверхность кеглевидных грегарин, локализующихся в просвете кровеносного сосуда, несет на себе множество почти равных по длине волосовидных выростов — цитопиллей, располагающихся перпендикулярно поверхности тела. У самых молодых особей, часто еще не объединенных в сизигии, цитопилли кажутся очень длинными относительно небольших размеров тела (рис. 8), однако по мере роста паразитов длина выростов практически не увеличивается (рис. 1, 9, см. вкл.). Передний конец клетки паразита, которым он прикрепляется к стенкам кровеносных сосудов, также несет многочисленные выросты. В отличие от цитопиллей, покрывающих всю остальную поверхность тела грегарин, эти выросты имеют узко-коническую форму и кажутся более плотными и ригидными. Они глубоко вдаются в стенку сосуда (рис. 10).

Гамонты, образующие грушевидные сизигии, также несут многочисленные цитопилли. Они, правда, заметно короче, чем цитопилли кеглевидных

К с. 228–230

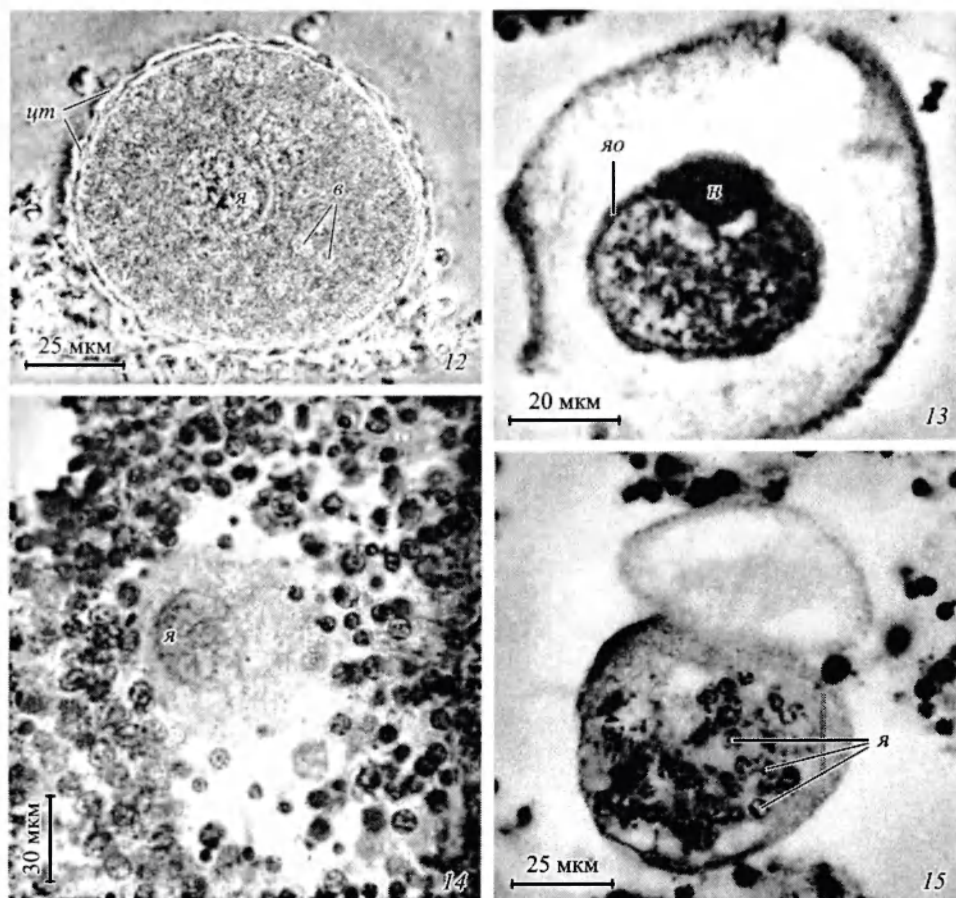


Рис. 12. Сферический гамонт *U. chiridotae* (ФК).

цт — целотелий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Fig. 12. Spherical gamont of *U. chiridotae* (phase contrast microscopy).

Рис. 13. Ядро кеглевидного гамонта (срез, гематоксилин Маллори).

н — нуклеосома, *яо* — ядерная оболочка.

Fig. 13. Nucleus of a skittle-like gamont (section, Mallory's hematoxylin).

Рис. 14. Тканевые формы *U. chiridotae* (срез, гематоксилин Маллори).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

Fig. 14. Tissue forms of *U. chiridotae* (section, Mallory's hematoxylin).

Рис. 15. Сизигий, образованный кеглевидными гамонтами, один из которых содержит многочисленные ядра (срез, гематоксилин Маллори).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

Fig. 15. Syzygy formed by skittle-like gamonts; one of the gamonts contains numerous nuclei (section, Mallory's hematoxylin).

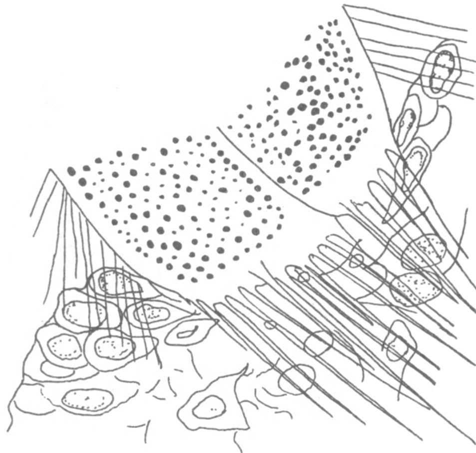


Рис. 10. Передний конец кеглевидных гамонтов, прикрепившихся к стенке кровеносного сосуда голотурии *Chiridota laevis.*

Fig. 10. Front end of skittle-like gamonts attached to the wall of a blood vessel in a sea cucumber *Chiridota laevis.*

форм, и располагаются наклонно по отношению к поверхности тела. В то же время у паразитов, поселяющихся на поверхности кишки и сохраняющих сферическую форму, поверхность гладкая и не имеет каких-либо гребней, выростов или цитопиллей (рис. 11, см. вкл.).

Структура цитоплазмы трофозоитов может заметно варьировать. У кеглевидных гамонтов очень поверхностно, в кортикальной зоне хорошо выявляется исчерченность (рис. 3). Собственно эндоплазма (эндоцит) у одних особей может быть сильно вакуолизирована (рис. 3, 12, см. вкл.). У других же цитоплазма гомогенная, без каких-либо включений (рис. 2).

Сферическое ядро (40—40 мкм в диам.) у кеглевидных трофозоитов из кровеносного сосуда располагается в широкой части клетки (рис. 1, 2). Примерно такое же положение оно занимает и у грушевидных форм (рис. 7). В шаровидных трофозоитах, локализующихся на поверхности кишки, ядро залегает центрально (рис. 12).

В большинстве случаев оболочка ядра кажется толстой. Это обусловлено тем, что перинуклеарное пространство сильно расширено (рис. 13, см. вкл.), однако наблюдаются случаи, когда ядерная оболочка имеет типичное строение. Кариоплазма у живых грегарин выглядит совершенно прозрачной. На тотальных препаратах и срезах в ядре выявляются мелкие, равномерно распределенные «гранулы» гетерохроматина. В ядре располагается 1 крупная нуклеосома (ядрышко). По-видимому, она всегда занимает периферическое положение и плотно примыкает к ядерной оболочке. Обычно в этом месте на поверхности ядра образуется небольшая выпуклость (рис. 13). Нуклеосома имеет весьма характерное строение. Она состоит из 2 неравных по объему частей. Бо́льшая имеет форму выпукло-вогнутой линзы и характеризуется очень высокой плотностью. Именно она и прилегает выпуклой стороной к ядерной оболочке. Меньшая имеет форму двояковыпуклой линзы и плотно прилегает к вогнутой поверхности большей части. Она характеризуется меньшей плотностью окраски. Обе части нуклеосомы могут содержать небольшие светлые участки — «вакуоли». Иногда на тотальных препаратах бывает видно, что ядрышко занимает центральное положение

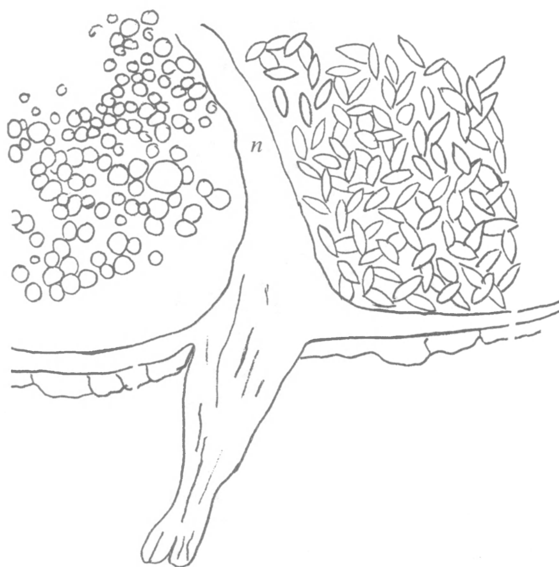


Рис. 16. «Ножка» гамонтоцисты *Urospora chiridotae*.
n — «перегородка».

Fig. 16. «Stalk» of gamontocyst of *Urospora chiridotae*.

или немного смещено от центра в ту или иную сторону. В подобных случаях оно почти всегда имеет относительно правильную округлую форму и его сложная структура не выявляется. Это обстоятельство позволяет предполагать, что ядрышко лежит перпендикулярно оптической оси микроскопа, и мы видим его в плане. Таким образом, вариабельность в форме и расположении нуклеосомы кажущаяся — она обусловлена тем, что варьирует и положение ядра в клетке, и положение самой клетки на препарате.

Грегарины, поселяющиеся в толще стенки кишечника, по структуре цитоплазмы и ядра ничем не отличаются от грегарин, локализующихся на поверхности кишки (рис. 14, см. вкл.).

Все перечисленные выше формы грегарин (кеглевидные, сферические и грушевидные) образуют парные ассоциации — сизигии, правда, с разной частотой. Наиболее обычны сизигии среди кеглевидных форм из кровеносного сосуда. Образующие их гамонты внешне практически не отличаются от одиночных трофозоитов той же формы. Достаточно обычны и сизигии, образуемые грушевидными гамонтами. Последние и в составе парных ассоциаций сохраняют характерную грушевидную форму (рис. 7). Сизигии, образованные сферическими формами, единичны. Все сизигии латерального типа (рис. 1, 7, 9).

Кеглевидные сизигии, как и одиночные гамонты, прикрепляются к выстилке кровеносного сосуда с помощью крупных модифицированных цитопиллей (рис. 10). При этом ткани, окружающие место прикрепления паразита, практически не подвергаются сколько-нибудь заметным изменениям. Иная картина наблюдается на поверхности кишечника. Грушевидные сизигии обычно располагаются на вершине мощных пальцевидных выростов, которые формируются в результате локального разрастания тканей стенки кишечника в месте прикрепления паразита. Эти выросты по высоте могут превосходить размеры сизигия грегарин.

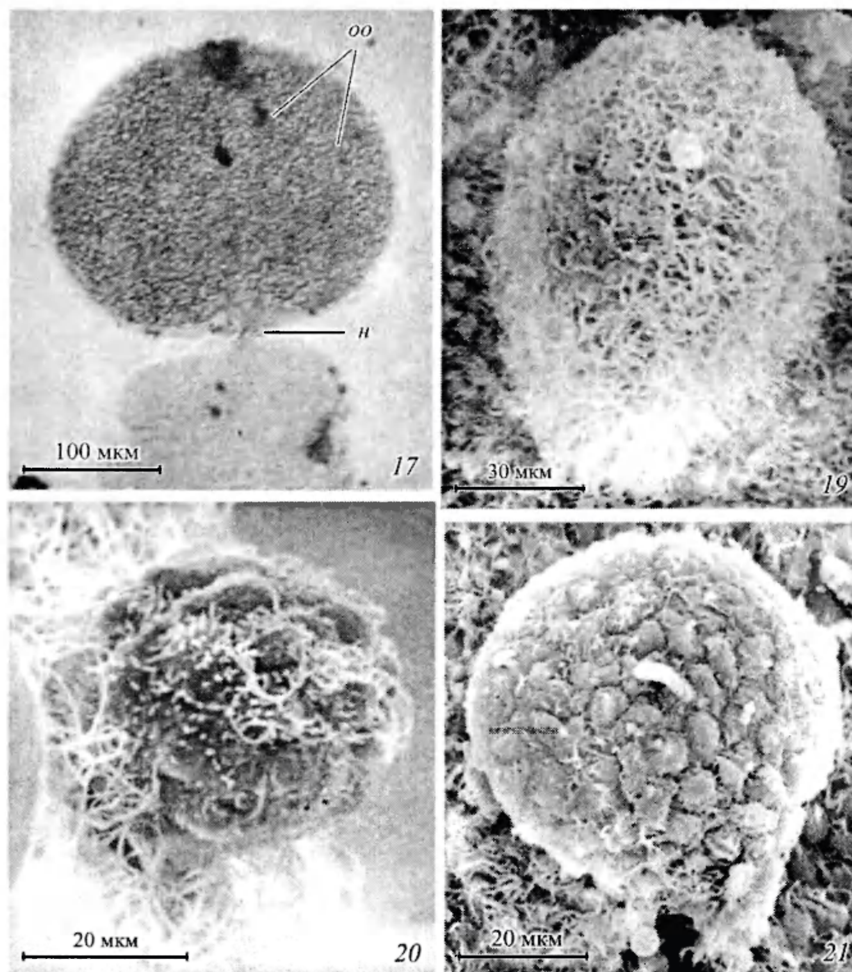


Рис. 17. Гамонтоциста *U. chiridotae* с одной полостью (тотальный препарат).
н — «ножка», *оо* — формирующиеся ооцисты.

Fig. 17. Gamontocyst of *U. chiridotae* with one cavity (total preparation).

Рис. 18. Последовательные стадии формирования ооцисты и спорозоитов (*а—г*).

Fig. 18. Successive stages of forming of oocyst and sporozoites.

Рис. 19. Клетки целомического эпителия на поверхности сферического гамонта, густо покрытые волосовидными выростами.

Fig. 19. Cells of coelomic epithelium densely covered with hair-like processes on the surface of spherical gamont.

Рис. 20. Клетки целомического эпителия на поверхности сферического гамонта с немногочисленными, короткими волосовидными выростами.

Fig. 20. Cells of coelomic epithelium with few short hair-like processes on the surface of spherical gamont.

Рис. 21. Клетки целомического эпителия на поверхности сферического гамонта, лишенные волосовидных выростов.

Fig. 21. Cells of coelomic epithelium without hair-like processes on the surface of spherical gamont.

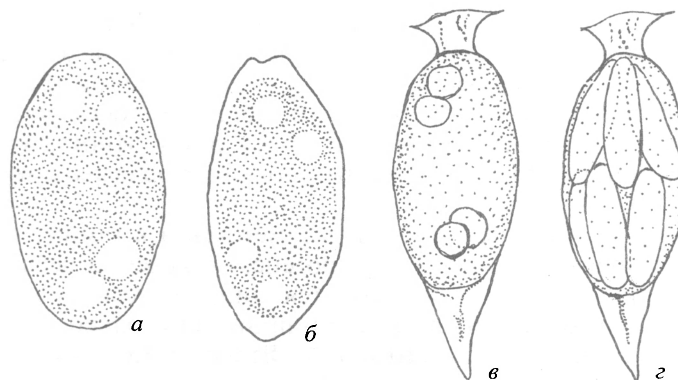


Рис. 18. Последовательные стадии формирования ооцисты и спорозоитов (*а—г*).

Fig. 18. Successive stages of forming of oocyst and sporozoites.

Для грегарин рассматриваемого вида характерна неогамность, ибо формирование парных ассоциаций может происходить на очень ранних стадиях развития трофозоитов (гамонтов).

В целом строение одиночных паразитов и гамонтов, объединенных в сизигии, сходно. Цитопилли сохраняются на свободной поверхности гамонтов вплоть до начала формирования гамонтоцисты. В зоне контакта партнеров они отсутствуют.

Наибольшим изменениям у клеток, входящих в состав сизигия, может подвергаться ядерный аппарат. В сизигиях из кровеносного сосуда нам неоднократно встречались гамонты, в цитоплазме которых содержалось не одно крупное, а множество мелких ядер. При этом необходимо отметить, что практически всегда многоядерным был только один из партнеров (рис. 15, см. вкл.). Второй либо сохранял прозрачную цитоплазму, в которой вообще не удавалось обнаружить ядра, либо в нем можно было наблюдать процессы резорбции.

Мелкие ядра многоядерных форм по своей структуре заметно отличаются от крупных ядер одноядерных паразитов. В них чаще всего не выявляется ядрышко, а гетерохроматин представлен крупными скоплениями неправильной формы. Ядерная оболочка имеет обычный вид и никогда не бывает утолщенной.

Гамонтоцисты в нашем материале встречались относительно редко, причем все они были обнаружены на поверхности кишечника. В просвете кровеносного сосуда эта фаза жизненного цикла грегарин в нашем материале отсутствовала. Гамонтоцисты, так же как и грушевидные сизигии, обычно располагаются на пальцевидных выростах, сформированных за счет тканей хозяина. Снаружи гамонтоциста покрыта плотной оболочкой, поверх которой часто можно наблюдать рыхлый клеточный покров, явно сформированный из клеток хозяина. В нижней части гамонтоциста несет конический вырост — «ножку», построенную из такого же плотного материала, как и стенка. Вместе и стенка, и «ножка» гамонтоцисты представляют собой монолитное образование (рис. 16, 17, см. вкл.). Как правило, гамонты, находящиеся внутри гамонтоцисты, сохраняют свою индивидуальность вплоть до завершения спорогонии. Между ними с самого начала появляется хорошо выраженная «перегородка». Природа этого образования не совсем ясна. Дело в том, что каждый гамонт внутри гамонтоцисты одевается своей соб-

ственной тонкой, но, по-видимому, довольно прочной оболочкой. При механическом разрушении гамонтоцисты гамонты легко расходятся в разные стороны, практически полностью теряя связь друг с другом. Вполне вероятно, что упомянутая выше «перегородка» представляет собой зону, в которой оболочки 2 гамонтов плотно прилегают друг к другу. Иногда удается обнаружить гамонтоцисты, лишенные «перегородки» и обладающие единой полостью (рис. 17).

Нам ни разу не удалось обнаружить гаметогенез в гамонтоцистах. В то же время формирование ооцист и спорогенез — явления весьма обычные. Своеобразие этих процессов заключается лишь в том, что практически во всех наблюдавшихся нами случаях они протекали только в одном из двух гамонтов, содержавшихся в гамонтоцисте. Второй гамонт обычно находился на той или иной стадии дегенерации.

Собственно формирование ооцист (рис. 18) начинается с обособления внутри оболочки одного из гамонтов небольших овальных тел. Последние сначала одноядерны. Позднее в результате 2 последовательных делений образуются 4 ядра, которые попарно распределяются по полюсам будущей ооцисты (рис. 18, *а*). Только после этого начинает формироваться оболочка ооцисты, причем на одном ее полюсе закладывается конический отросток, а на другом — воронка (рис. 18, *б*, *в*). Обычно на этой стадии цитоплазма ооцисты становится плотной и малопрозрачной. В этот период далеко не всегда удается рассмотреть ядра. В дальнейшем, по мере завершения формирования защитных структур ооцисты ее содержимое снова становится прозрачным, ядра претерпевают еще одно деление, и, наконец, происходит обособление 8 спорозоитов. Последние располагаются на полюсах ооцисты 2 группами по 4 в каждой (рис. 18, *г*).

Несколько раз мы наблюдали формирующиеся ооцисты в гамонтоцистах, лишенных «перегородки» (рис. 17).

Выше уже отмечалось, что разные формы гамонтов и сизигиев взаимодействуют с тканями хозяина различным образом. Кеглевидные и грушевидные гамонты и сизигии по сути дела являются полостными паразитами — они свешиваются в просвет сосуда или в целом, и их свободно омывает полостная жидкость. Как уже говорилось выше, в месте прикрепления кеглевидных клеток никаких заметных изменений в выстилке сосуда наблюдать не удается. Напротив, прикрепление грушевидных форм вызывает мощное локальное разрастание тканей стенки кишечника, что приводит к формированию характерных пыльцевидных выростов. Сами клеточные тела паразитов остаются при этом «голыми». Ни целотелий, ни целомоциты поверхность паразитов не покрывают. Возможно, этому препятствуют упоминавшиеся выше многочисленные цитопилли, присущие этому виду грегарин.

Совершенно иначе взаимодействуют с клетками хозяина сферические гамонты. Они с самого начала располагаются под слоем целотелия, который длительное время остается неповрежденным. Во время роста паразита количество покрывающих его клеток, если и увеличивается, то не очень сильно. Покрывающая паразита клеточная «мантия» сильно растягивается, что хорошо бывает видно при сравнении относительно молодых и соответственно небольших паразитов с более крупными и старыми особями (рис. 4).

В большинстве случаев покрывающие паразитов клетки несут на своей поверхности волосовидные отростки как со стороны целома, так и со стороны грегарины. Длина этих отростков и их количество могут заметно

варьировать. Они могут быть настолько длинными и располагаться на поверхности клеток так густо, что сами клетки кажутся мохнатыми (рис. 19, см. вкл.). В то же время не редки случаи, когда клетки на поверхности паразита несут лишь короткие, напоминающие щетинки отростки, расположенные на значительном расстоянии друг от друга (рис. 20, см. вкл.). И, наконец, некоторые сферические гамонты могут быть покрыты совершенно «голыми» клетками, полностью лишенными волосовидных выростов. При этом границы отдельных клеток становятся хорошо заметными (рис. 21, см. вкл.).

Появление длинных волосовидных выростов на поверхности клеток целотелия, по-видимому, не связано с паразитированием грегарин. Об этом свидетельствует, на наш взгляд, наличие аналогичных структур на поверхности интактных участков целомического эпителия (рис. 20, 21).

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые вид *Urospora chiridotae* был описан В. А. Догелем (Dogiel, 1906) под названием *Cystobia chiridotae*. Позднее к этим грегаринам несколько раз возвращались разные исследователи, в том числе и сам Догель (Dogiel, 1910; Goodrich, 1925, цит. по: Levine, 1977; Théodoridès, Laird, 1970). В целом результаты наших наблюдений подтверждают то, что было написано об этом виде. Однако 2 момента заслуживают особого упоминания. Считается, что для большинства грегарин характерна достаточно узкая приуроченность к тем или иным органам животного-хозяина — каждый конкретный вид заселяет локальный гостальный биотоп (мальпигиевы сосуды, кишка, водные легкие, семенные мешки и т. д.), за пределы которого он не выходит.

В работе 1906 г. Догель, характеризуя *U. chiridotae*, пишет о локализации грегарин этого вида в кровеносных сосудах хозяина (Dogiel, 1906). Однако в последующих работах он упоминает о том, что этот паразит встречается не только в просвете кровеносного сосуда, но и на стенке кишечника (Dogiel, 1909).

Трофозоиты *U. chiridotae* биологически настолько пластичны, что могут действительно заселять разные органы хозяина. Они могут выступать в роли и полостных, и тканевых паразитов. Последние встречаются реже, но, тем не менее, находки трофозоитов и даже сизигиев между наружной поверхностью кишечной трубки и слоем целомического эпителия были далеко не единичными. То же относится и к локализации трофозоитов непосредственно в толще стенки кишечника. Связь с тканями хозяина сохраняется и в тех случаях, когда паразиты формально могут считаться полостными. Будучи прочно прикрепленными либо к целотелию, либо к эндотелию кровеносного сосуда, они фактически свободно располагаются в соответствующей полости — целоме или полости кровеносного сосуда.

Как показывает анализ литературных данных, подобная биологическая особенность свойственна и другим видам рода *Urospora*. *Urospora holothuriae* поселяется в кровеносном сосуде, целоме и кишечной трубке голотурии *Holothuria tubulosa*; *Urospora tubificis* локализуется в семенных мешках и целоме *Tubifex tubifex*; *Urospora schneideri* освоила кровеносные сосуды и целом нескольких видов голотурий из рода *Holothuria* (Боголепова, 1953; Levine, 1977, и др.). Обращают на себя внимание 2 обстоятельства. Так как все приведенные примеры ограничены одним родом, то можно предположить, что речь идет о каких-то характерных особенностях одного таксона относитель-

но невысокого ранга (род, может быть группа родов или даже семейство). Кроме того, во всех этих примерах фигурируют органы, хотя и различные, но имеющие единый генезис. Полость кровеносных сосудов иглокожих и, в частности, голотурий имеют целомическое происхождение — это всего лишь обособленный дериват целома, а «кровь» — это все та же целомическая жидкость. Сходная ситуация с семенными мешками и целомом олигохет. Первые представляют собой специализированные и обособленные участки второго. Сказанное позволяет предположить, что условия обитания в перечисленных органах, хотя и характеризуются какими-то только им присущими специфическими особенностями, но различия эти не столь велики, чтобы стать барьером на пути расселения паразитов в теле хозяина. В эту схему не укладывается тканевая локализация *U. chiridotae*. К сожалению, дальнейшая судьба таких форм и их последующий вклад в реализацию жизненного цикла рассматриваемого вида пока не известны.

В упоминавшихся выше работах ничего не говорится о варьировании формы тела грегарин в зависимости от места поселения. Единственное исключение — уже цитированные работы В. А. Догеля, который, хотя и не в явной форме, отметил морфологическое разнообразие встречающихся в голотуриях морф и предположил, что это отличительная черта рассматриваемого вида.

Мы уже отмечали выше, что наблюдается четкая приуроченность определенных морф к конкретным гостальным биотопам. Более того, само это морфологическое разнообразие, по-видимому, и обусловлено способностью *U. chiridotae* поселяться в разных органах хозяина (Дякин, Паскерова, 2003). Упоминавшиеся выше 3 основных морфотипа отчетливо различаются по форме и пропорциям тела: округлые формы, грушевидные или каплевидные и, наконец, сильно вытянутые — кеглевидные. Так как каждый из этих морфотипов достаточно строго приурочен к совершенно конкретным гостальным биотопам, то различия между ними легко объясняются различиями в условиях их обитания.

Узкому просвету кровеносного сосуда, очевидно, лучше всего соответствует вытянутая кеглевидная форма трофозоитов. Можно предположить, что длинные цитопилли, свойственные клеткам этого морфотипа, препятствуют не только оседанию целомоцитов, о чем говорилось выше, но и механическому «слипанию» паразитов при множественном заражении хозяина. Последнее наблюдается довольно часто — на поперечных срезах через кишечник бывает хорошо видно, что весь его просвет заполнен одиночными и объединенными в сизигии грегаринами. Наличие длинных и упругих цитопиллей, по-видимому, обеспечивает сохранение пусть небольшого по объему, но постоянно присутствующего свободного пространства между паразитами. Соответственно сохраняется и доступ «крови» голотурий к покровам паразитов.

Грегарины, прикрепляющиеся к поверхности кишечника и свободно «свисающие» в целом, оказываются в несколько иных условиях. Химизм среды практически тот же, ибо «кровь» голотурий это та же полостная жидкость. А вот физические условия совершенно иные. Как бы ни высока была интенсивность инвазии хозяина, грушевидные грегарины (сизигии), прикрепленные к поверхности кишки, практически никогда не соприкасаются друг с другом. Проблема максимального использования ограниченного объема окружающего пространства перед ними не стоит. Полостная жидкость свободно омывает их со всех сторон. У грегарин этого морфотипа цитопилли соответственно более короткие и слабее развиты.

Тканевые формы грегарин относятся к третьему морфотипу — это шаровидные клетки. Локализуются такие грегарины тоже на поверхности кишечника, но под слоем целотелия. Совсем молодые особи как одиночные, так и, реже, сизигии покрыты целомическим эпителием полностью или практически не выступают над поверхностью кишечной трубки. Более крупные паразиты могут сильно выдаваться в просвет, но при этом целостность эпителиального слоя, одевающего их наподобие «мантии», остается ненарушенной. Более того, за счет этого слоя формируется упоминавшийся ранее гибкий «стебелек», связывающий паразита со стенкой кишки. Но и находясь внутри этого напоминающего подвижную кисту образования, грегарины все равно остаются настоящими тканевыми паразитами. А шаровидная форма тела издавна рассматривается как довольно типичная морфологическая адаптация к тканевому паразитизму (Догель, 1947).

По-видимому, можно ожидать, что и у других упоминавшихся выше представителей рода *Urospora*, трофозоиты которых локализуются в нескольких различных органах хозяина, также будет выявлено существование нескольких морфотипов, приуроченных к разным гостальным биотопам.

Наличие хорошо выраженных морфотипов, между которыми отсутствуют «промежуточные» формы, неизбежно вызывает вопрос: являются исследуемые нами грегарины представителями одного вида или, по меньшей мере, двух. В. А. Догель, сначала описавший рассматриваемый вид из просвета кровеносных сосудов (Dogiel, 1906), а позднее дополнивший это описание характеристикой грегарин, поселяющихся на поверхности кишечника (Dogiel, 1909), бесспорно рассматривал эти формы как один вид. В 1925 году Гудрич (Goodrich, 1925, цит. по: Levine, 1977) публикует статью с подробными описаниями грегарин, паразитирующих в голотуриях *Chiridota laevis*. Она выделяет 2 вида грегарин из этих голотурий (Goodrich, 1925: цит. по: Levine, 1977). Вслед за ней существование 2 самостоятельных видов, относящихся к разным родам — *Urospora chiridotae* и *Lithocystis brachicercus*, признает и Ливайн (Levine, 1977). Название *U. chiridotae* сохраняется только за грегаринами, обитающими в кровеносных сосудах голотурий. Их описание соответствует описанию, предложенному В. А. Догелем в 1906 г. Вид *L. brachicercus* включает в себя паразитов, поселяющихся в стенке кишечника или в целоме и не являющихся неогамными. Главные отличия грегарин родов *Lithocystis* и *Urospora* заключаются в морфологии ооцист. У уроспор конический отросток, расположенный на одном из полюсов ооцисты, относительно короткий, у литоцистисов он имеет вид длинной, прозрачной трубки (Dogiel, 1906, 1909; Goodrich, 1950; Levine, 1977). Гудрич, описывая сизигий грегарин вида *L. brachicercus*, указывает, что он Х-образной формы. Такой тип сизигия образуется в том случае, когда партнеры взаимодействуют боковыми поверхностями не на всем протяжении клеток, а лишь на относительно коротком участке, полюса же клеток остаются свободными. Помимо этого, в гамонтоцисте *L. brachicercus* накапливаются глобулы оксалата кальция (Goodrich, 1925, цит. по: Levine, 1977).

Описанные нами грегарины обладают латеральным типом сизигия, т. е. партнеры соединяются друг с другом на всем протяжении боковых поверхностей. Они являются неогамными, так как нами были обнаружены разновозрастные сизигии, в том числе и очень мелкие. Это однозначно говорит о том, что сизигии формируются очень рано — либо на стадии достигших мест окончательного поселения спорозоитов, либо вскоре после

этого. Во всяком случае, это может осуществиться, пока сохраняется подвижность грегарин, т. е. до момента прикрепления паразитов к стенке сосуда или кишечной трубки. Все обнаруженные нами формы были полностью неподвижными. Таким образом, полученные нами данные отвечают описанию только одного вида — *Urospora chiridotae*, предложенному В. А. Догелем (Dogiel, 1906, 1909).

L. brachicercus в голотуриях обследованного района Белого моря (Кандалакшский залив, Керетский архипелаг) нами обнаружен не был. Не находили его и ранее в этом районе (Добровольский, личное сообщение).

Особого внимания заслуживает анализ особенностей реализации полового процесса *U. chiridotae*. К сожалению, литературные источники дают не очень много информации по этому вопросу. Ни В. А. Догель, ни другие исследователи, работавшие с этим видом грегарин, практически не обращали внимания на судьбу гамонтов в составе сизигия и детали гаметогенеза. Пожалуй, наибольшее внимание привлекал феномен неогамности, который вообще достаточно широко встречается у разных грегарин, в том числе и в пределах сем. Urosporidae (роды *Lithocystis*, *Gonospora*, *Urospora*) (Боголепова, 1953). Причиной перехода к неогамии, скорее всего, является очень ранняя утрата подвижности.

Одиночное существование или объединение в сизигий, вероятно, не оказывает решающего влияния на рост паразитов — и отдельные трофозоиты, и партнеры в составе парных ассоциаций достигают одинаковых размеров. Обращает на себя внимание то, что объединение в сизигий очень часто остается чисто номинальным. В первую очередь это относится к грушевидным гамонтам. Сама связь между партнерами ассоциации очень непрочная — даже слабое механическое воздействие приводит к почти полному разъединению клеток. Эта особенность сохраняется и после формирования общей оболочки гамонтоцисты. В случае нарушения ее целостности, как уже говорилось выше, полностью обособленные грегарины легко расходятся в стороны. К сказанному остается добавить, что в подавляющем большинстве наблюдавшихся нами случаев формирование ооцист и последующий спорогенез протекали только в одном из гамонтов. Объяснить это можно, лишь признав «партеногенетическую» природу размножения. Сама конструкция гамонтоцисты с сохраняющими обособленность гамонтами, разделенными упоминавшейся выше «перегородкой», исключает реализацию нормального амфимиксиса. Возможность своеобразного, по сути своей апомиктического, партеногенеза у грегарин ранее была отмечена в литературе (Grasse, 1953). Завершая обсуждение полученных результатов, следует еще раз подчеркнуть, что вид *U. chiridotae* характеризуется рядом уникальных особенностей. Это относится и к морфологии, и к биологии этих паразитов. Однако полностью нельзя исключить и того, что ряд описанных нами выше специфических особенностей *U. chiridotae* характеризует не вид в целом, а лишь отдельную его популяцию.

Список литературы

Алекперов И. Х., Асадуллаева Э. С., Заидов Т. Ф. Методы сбора и изучение свободноживущих инфузорий и раковинных амеб. СПб.: Наука, 1996. 51 с.

Боголепова И. И. Грегарины из залива Петра Великого // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1953. Т. 13. С. 38—56.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз, 1947. 372 с.

Дякин А. Ю., Паскерова Г. Г. Неогамная грегарина беломорской голотурии Chiridotae laevis // 4-я науч. сессия МБС СПбГУ // Тез. докл. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2003. С. 56—58.
Мавродiади П. Наблюденiя надъстроенiемъ и развитiем грегаринъ // Работы изъ Зоотомической лабораторiи Варшавского университета. Варшава, 1914. Вып. 43. С. 164.
Фролов А. О. Мировая фауна грегарин: сем. Monocystidae // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1991. Т. 229. 127 с.
Dogiel V. A. Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. I. Cystobia chiridotae nov. sp. // Arch. Protistenk. 1906. Bd 7. S. 106—130.
Dogiel V. A. Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. III. Über die Sporocysten der Cölom-Monocystideae // Arch. Protistenk. 1909. Bd 16. S. 194—208.
Dogiel V. A. Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. IV. Callynthrochlamys phronimae Frenz. u. a. m. // Arch. Protistenk. 1910. Bd 20. S. 60—78.
Goodrich H. P. Observations on the gregarines of Chiridota // Quart. Journ. Micr. Sci. 1925. Vol. 69. P. 619—628.
Goodrich H. P. Sporozoa of Sipunculus // Quart. Journ. Micr. Sci. 1950. Vol. 91, N 4. P. 469—476.
Grasse P. P. Classe des Gregarinomorphes // Traite de Zoologie / Ed. by P. Grasse. Paris: Masson, 1953. T. 1(2). P. 550—690.
Levine N. D. Checklist of the species of the aseptate gregarine family Urosporidae // Intern. Journ. Parasitol. 1977. Vol. 7. P. 101—108.
Théodoridès J., Laird M. Quelques Eugregarines parasites d'Invertebres marins de St. Andrews (Nouvea-Brunswick) // Canad. Journ. Zool. 1970. Vol. 48. P. 1013—1016.

Санкт-Петербургский государственный университет Поступила 12 I 2004

UROSPORA CHIRIDOTAE (SPOROZOA: GREGARINOMORPHA: EUGREGARINIDA) — A NEOGAMIC PARASITE OF SEA CUCUMBER CHIRIDOTA LAEVIS (ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA: APODA)

A. Yu. Dyakin, G. G. Paskerova

Key words: *Urospora chiridotae*, *Chiridota laevis*, gregarine, morphotypes, life cycle, brown bodies, host-parasite relationships.

SUMMARY

Several morphological forms (morphotypes) of *Urospora chiridotae* gamontes are found in White Sea holothuroid *Chiridota laevis*. All these morphotypes are differed by localization in the body of host, form and cytological features. The gregarines are situated in several host biotopes, such as blood vessels, intestine and mesenteries. In the blood vessels elongate skittle-like cells supplied with long thin cytopillia are observed. On the external surface of the intestine spherical gregarines are found. These parasites commonly covered with one layer of coelomic epithelium's cells. In some holothuria intratissue spherical cells of parasites located in intestinal epithelium are presented. Both of these types of parasites lack cytopillia, and folds or ridges on its surface. On different mesenteries, connections between intestine and body wall, and also on intestine elongate ounce-shaped cells and gamontocysts are observed. These cells are situated on the apices of finger-like processes of the intestine and mesenteries surface. Ounce-shaped gregarines have cytopillia shorter than in skittle-like gregarines.

The differences between morphotypes of *Urospora chiridotae* are probably caused by different environmental conditions. In the narrow rift of blood vessel elongate cells are developed. The cytopillia may serve for making more or less wide space around gregarines, which is necessary for food uptake. Spherical cells surrounded by host's cells and have the form typical for tissue parasites. In the wide coelomic cavity where convection of liquid

proceeds better than in blood vessel, ounce-shaped gregarines with short cytopillia are developed.

We found only typical for *Urospora chiridotae* ovoid oocysts with dissimilar ends, anterior collar and spine-like posterior end. Thus, the all above-mentioned morphotypes undoubtedly belong to the same species. The relationships between defense host cells and the different morphotypes of trophozoites are variable.
